

$\delta^{13}\text{C}$ OF ZOOPLANKTON, DECAPOD CRUSTACEANS AND AMPHIPODS FROM LAGUNA DE TERMINOS, CAMPECHE (MEXICO), WITH REFERENCE TO FOOD SOURCES AND TROPHIC POSITION

$\delta^{13}\text{C}$ DEL ZOOPLANCTON, CRUSTACEOS DECAPODOS Y ANFIPODOS DE LAGUNA DE TERMINOS, CAMPECHE (MEXICO), CON REFERENCIAS A FUENTES DE ALIMENTACION Y POSICION TROFICA

Andrea Raz-Guzman¹
Guadalupe de la Lanza²

¹ Laboratorio de Ecología del Bentos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
México 04510, D.F.

² Laboratorio de Química y Productividad Acuáticas
Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-153
México 04510, D.F.

Recibido en febrero de 1992; aceptado en marzo de 1993

ABSTRACT

Zooplankton, *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Callinectes sapidus*, *Dyspanopeus texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. and amphipods were isotopically characterized to identify the food sources they use and their relative trophic position, as well as to establish a relationship between the isotopic data and the isotopic "memory", the isotopic convergence and the complexity of trophic chains. The $\delta^{13}\text{C}$ values of the animals were compared to those of the submerged vegetation, detritus and sediment of each locality. The range of $\delta^{13}\text{C}$ values of -7.2 to -24.2‰ indicates that consumers take advantage of sources of organic carbon of a diverse isotopic nature. The isotopic difference between the larger consumers, *P. setiferus*, *P. duorarum*, *X. kroyeri*, *C. sapidus* and *D. texanus*, and the primary producers indicates that the first occupy a high trophic level within their communities. There is a relationship between the migration of *P. setiferus* juveniles from the northeast (CTL = 11.5 mm) to the southwest (CTL = 22.5 mm) of the lagoon, and the variation in isotopic composition from heavier (-8.9‰) to lighter (-24.2‰) $\delta^{13}\text{C}$ values. Three cases are presented to explain the variety of $\delta^{13}\text{C}$ values of *P. setiferus*. In general, the isotopic composition of the above-mentioned species characterized two isotopically different areas: one to the northeast of the system with heavier values of -6.4 to -17.2‰ and another to the west, southwest and south with lighter values of -15.3 to -24.2‰.

RESUMEN

El zooplancton, *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Callinectes sapidus*, *Dyspanopeus texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. y los anfípodos fueron caracterizados isotópicamente para identificar sus fuentes de alimento y su posición trófica relativa, así como para establecer una relación entre los datos isotópicos y la "memoria" isotópica, la convergencia

isotópica y la complejidad de las redes tróficas. El $\delta^{13}\text{C}$ de los animales se comparó con el de la vegetación sumergida, detrito y sedimento de cada localidad. El intervalo de valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -7.2 a -24.2‰ indica que los consumidores aprovechan fuentes de carbono orgánico de diversa naturaleza isotópica. La diferencia isotópica entre los consumidores grandes, *P. setiferus*, *P. duorarum*, *X. kroyeri*, *C. sapidus* y *D. texanus*, y los productores primarios indica que los primeros ocupan un nivel trófico alto dentro de sus comunidades. Existe una relación entre la migración de los juveniles de *P. setiferus* del noreste (LCT = 11.5 mm) al suroeste (LCT = 22.5 mm) de la laguna y la variación en la composición isotópica de valores de $\delta^{13}\text{C}$ más pesados (-8.9‰) a más ligeros (-24.2‰). Tres casos se presentan para explicar la variedad de valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *P. setiferus*. En general, la composición isotópica de las especies arriba mencionadas caracterizó dos áreas isotópicamente diferentes: una al noreste del sistema con valores de $\delta^{13}\text{C}$ más pesados, de -6.4 a -17.2‰, y otra al oeste, suroeste y sur con valores más ligeros, de -15.3 a -24.2‰.

INTRODUCTION

The components of trophic chains and the sources of organic carbon have been the subject of studies based on $\delta^{13}\text{C}$. This represents the variation in the relative abundance of the stable carbon isotopes, ^{13}C and ^{12}C . Haines (1976) and Hackney and Haines (1980) registered a linear relationship between the $\delta^{13}\text{C}$ of primary producers and that of sediment and consumers in marshes and estuaries of the USA. Fry *et al.* (1977), Fry and Parker (1979), Haines and Montague (1979), Fry (1984) and Kitting *et al.* (1984) found a similar relationship through their research on the feeding habits of estuarine consumers and the sources of organic matter (plankton, seagrasses, epiphytes) of estuarine and marine trophic chains.

The southwestern region of the Gulf of Mexico is characterized by four large estuarine systems: Laguna Madre in Tamaulipas, Laguna de Tamiahua and Laguna de Alvarado in Veracruz, and Laguna de Términos in Campeche. With respect to stable carbon isotopes, the first and second have been partially studied (Botello *et al.*, 1980; Botello and Macko, 1982), and the third and fourth have been well studied (Raz-Guzman and de la Lanza, 1991; Raz-Guzman *et al.*, 1992; Raz-Guzman *et al.*, 1993; this paper).

The environmental heterogeneity of Laguna de Términos with respect to hydrological, sedimentary and vegetation characteristics results in a variety of habitats. Among these, the seagrass and red algae beds are especially important as they provide nursing areas for the larval and juvenile phases of several commercially important species of crustaceans and fish, such as the penaeid shrimp *Penaeus setiferus* (Linnaeus), *P. duorarum* Burkenroad

INTRODUCCION

Los componentes de las cadenas tróficas y las fuentes del carbono orgánico han sido el tema de estudios basados en el $\delta^{13}\text{C}$. Este representa la variación en la abundancia relativa de los isótopos estables del carbono, ^{13}C y ^{12}C . Haines (1976), y Hackney y Haines (1980) registraron una relación lineal entre el $\delta^{13}\text{C}$ de los productores primarios y el del sedimento y consumidores en marismas y estuarios de EUA. Fry *et al.* (1977), Fry y Parker (1979), Haines y Montague (1979), Fry (1984) y Kitting *et al.* (1984) encontraron una relación similar en sus investigaciones sobre los hábitos alimenticios de los consumidores estuarinos y las fuentes de materia orgánica (plancton, pastos marinos, epifitas) de las cadenas tróficas estuarinas y marinas.

La región suroccidental del Golfo de México se caracteriza por cuatro sistemas estuarinos grandes: Laguna Madre en Tamaulipas, Lagunas de Tamiahua y de Alvarado en Veracruz, y Laguna de Términos en Campeche. El primero y segundo han sido parcialmente estudiados (Botello *et al.*, 1980; Botello y Macko, 1982), mientras que el tercero y cuarto han sido bien estudiados (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991; Raz-Guzman *et al.*, 1992; Raz-Guzman *et al.*, 1993, y este trabajo).

La heterogeneidad ambiental de Laguna de Términos con respecto a las características hidrológicas, sedimentarias y florísticas da como resultado una variedad de hábitat. Entre éstos, las praderas de pastos marinos y de rodofitas son particularmente importantes, ya que proveen áreas de crianza para las fases larvales y juveniles de varias especies de crustáceos y peces de importancia comercial, tales como los camarones peneidos *Penaeus*

and *P. aztecus* Ives, and the fish *Cynoscion nothus* (Holbrook), *Chloroscombrus chrysurus* (Linnaeus) and *Eucinostomus gula* (Cuvier), that require estuarine conditions during the first stages of their life cycles. The variety of habitats also favours the establishment of animal communities with trophic structures of variable complexity.

This estuarine system lies between 91°15' and 91°51' W and between 18°27' and 18°50' N. It is separated from the Gulf of Mexico by Isla del Carmen and communicates with it through Boca de Puerto Real to the northeast and Boca del Carmen to the northwest. The main inflowing rivers are the Palizada to the southwest, the Chumpán to the south and the Candelaria to the southeast. The first one imports silts, clays and terrestrial material, and the other two are predominantly calcareous (Cruz-Orozco, 1980) (Fig. 1). Fig. 2 shows the distribution of the average salinity and the main circulation pattern.

Surrounding and submerged vegetation are mainly palm trees, the red mangrove *Rhizophora mangle* L., the turtle grass *Thalassia testudinum* Banks ex König, the shoal-grass *Halodule wrightii* Aschers., the manatee grass *Syringodium filiforme* Kütz., the red algae *Gracilaria* spp., *Hypnea* spp. and *Acanthophora* spp., the green alga *Caulerpa* spp. and the brown alga *Dictyota* spp.

The objectives of this study were: 1) to characterize zooplankton, decapod crustaceans and amphipods of Laguna de Términos and adjacent areas with respect to isotopic composition, 2) to define the food sources and relative trophic position of *P. setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller), *Callinectes sapidus* Rathbun, *Dyspanopeus texanus* (Stimpson), *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. and amphipods from specific localities, and 3) to establish the relationship between the $\delta^{13}\text{C}$ of species that migrate within the lagoon and their migration patterns.

MATERIALS AND METHODS

Field trips were organized in March (dry season), August (rainy season) and November (northerly) of 1984 in order to detect seasonal fluctuations in the isotopic data. Eighteen localities along the main river systems, the margins and centre of the lagoon, Boca del Carmen and Boca de Puerto Real were select-

ed (*P. setiferus* (Linnaeus), *P. duorarum* Burkenroad and *P. aztecus* Ives, and the fishes *Cynoscion nothus* (Holbrook), *Chloroscombrus chrysurus* (Linnaeus) and *Eucinostomus gula* (Cuvier), que requieren condiciones estuarinas durante las primeras etapas de su ciclo de vida. La variedad de hábitat también favorece el establecimiento de comunidades animales con estructuras tróficas de complejidad variable.

Este sistema estuarino se localiza entre los 91°15' y 91°51' O y entre los 18°27' y 18°50' N. Está separado del Golfo de México por Isla del Carmen y se comunica con él a través de Boca de Puerto Real al noreste y Boca del Carmen al noroeste. Los principales ríos que vierten sus aguas al sistema son el Palizada al suroeste, el Chumpán al sur y el Candelaria al sureste. El primero importa limos, arcillas y materiales terrígenos a la laguna, y los otros dos son predominantemente calcáreos (Cruz-Orozco, 1980) (Fig. 1). La Fig. 2 presenta la distribución de salinidad promedio y el patrón de circulación dominante.

La vegetación acuática y circundante se compone principalmente de palmeras, mangle rojo *Rhizophora mangle* L.; pastos marinos *Thalassia testudinum* Banks ex König, *Halodule wrightii* Aschers. y *Syringodium filiforme* Kütz.; rodofitas *Gracilaria* spp., *Hypnea* spp. y *Acanthophora* spp.; clorofita *Caulerpa* spp. y feofita *Dictyota* spp.

Los propósitos de este estudio fueron: 1) caracterizar el zooplancton, los crustáceos decápodos y los anfípodos de Laguna de Términos, así como las áreas adyacentes, en función de su composición isotópica; 2) definir las fuentes alimenticias y la posición trófica relativa de *P. setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller), *Callinectes sapidus* Rathbun, *Dyspanopeus texanus* (Stimpson), *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. y los anfípodos de localidades específicas, y 3) establecer las relaciones entre el $\delta^{13}\text{C}$ de especies que emigran dentro del sistema y sus patrones de migración.

MATERIALES Y METODOS

Las salidas al campo se organizaron en marzo (época seca), agosto (época de lluvias) y noviembre (época de nortes) de 1984, con objeto de detectar fluctuaciones estacionales en los datos isotópicos. Las 18 localidades en los sistemas fluviales principales, los márgenes y el centro de la laguna, Boca del Carmen y

ed considering the marked differences in environmental characteristics.

The most abundant decapod crustaceans, *P. setiferus*, *P. duorarum*, *X. kroyeri*, *C. sapidus*, *D. texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp., and amphipods were selected for the isotopic analyses. Compound samples were analysed and the number of specimens in each sample depended on the size of the specimens of each species. Zooplankton was collected to analyse organic carbon of marine origin.

Penaeid shrimp were classified as early (cephalothoracic length [CTL] = 9-15 mm) and late juveniles (CTL > 16 mm) (Gracia and Soto, 1986). Animals were collected using a Renfro beam net with a 1.8 x 0.7 m mouth and 0.8 mm mesh (Renfro, 1962), a trawling net with a 5 m mouth, a length of 10 m and 13 mm mesh, and a plankton net 0.5 m in diameter, a length of 1.5 m and a mesh size of 450 μ m.

Boca de Puerto Real se seleccionaron considerando las diferencias en cuanto a características ambientales.

Para el análisis isotópico, se seleccionaron los crustáceos decápodos más abundantes: *P. setiferus*, *P. duorarum*, *X. kroyeri*, *C. sapidus*, *D. texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. y los anfípodos. Las muestras analizadas fueron compuestas, y el número de especímenes de cada muestra dependió del tamaño de los especímenes de cada especie. El zooplankton se recolectó para analizar carbono orgánico de origen marino.

Los camarones peneidos se clasificaron como juveniles tempranos (longitud cefalotorácica [LCT] = 9 a 15 mm) y juveniles tardíos (LCT > 16 mm; Gracia y Soto, 1986). Los animales se recolectaron usando una red de barra tipo Renfro con abertura de boca de 1.8 x 0.7 m y luz de malla de 0.8 mm (Renfro, 1962), una red de arrastre con abertura de

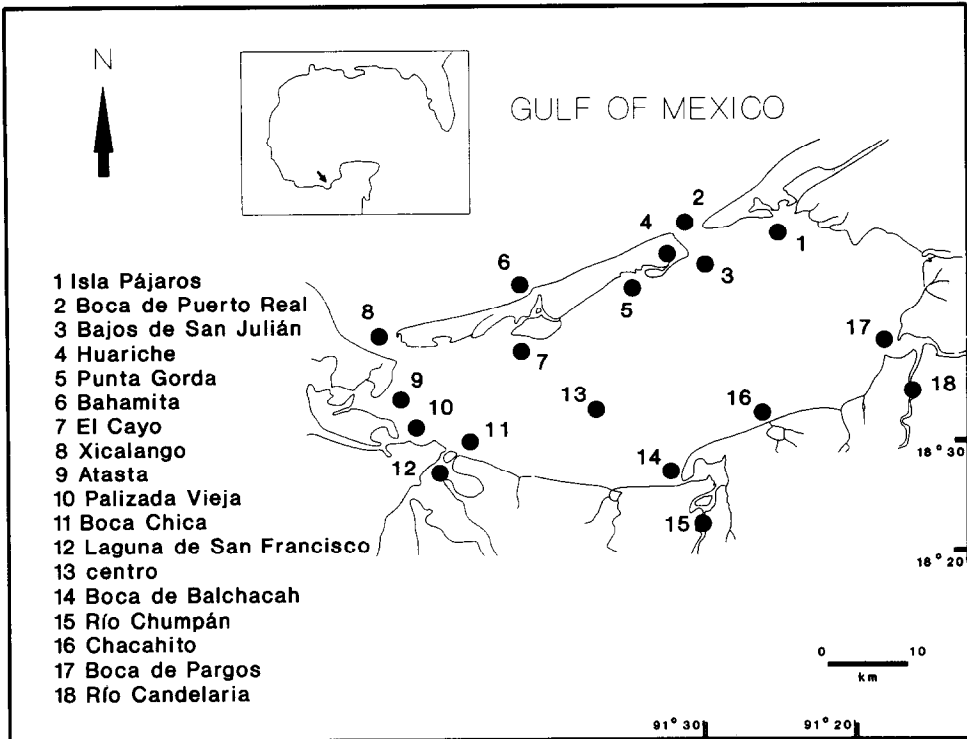


Figure 1. Laguna de Términos, Campeche, place names and sampling localities.
 Figura 1. Laguna de Términos, Campeche, toponimia y localidades de muestreo.

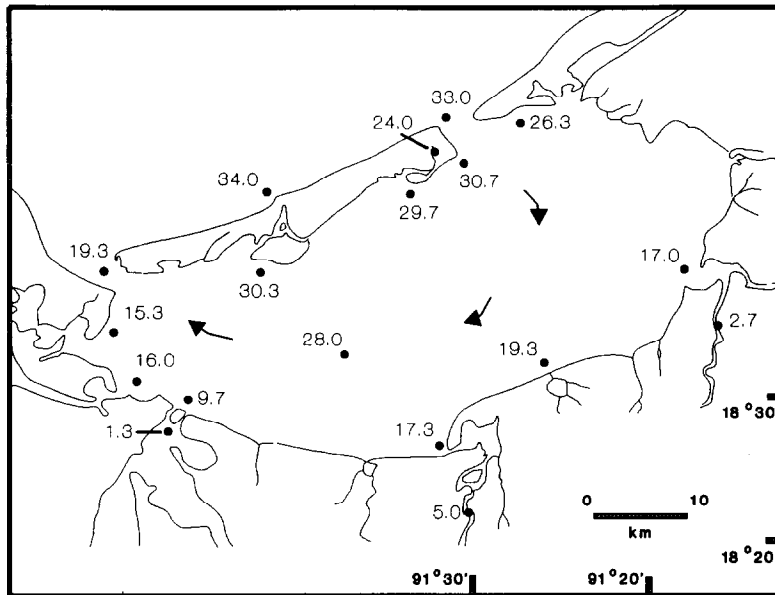


Figure 2. Distribution of salinity (‰) and main circulation flow in Laguna de Términos.
Figura 2. Distribución de salinidad (‰) y flujo de circulación principal en Laguna de Términos.

Samples were frozen until processed and were then dried, ground and sifted through a 0.25 mm mesh. In the case of larger organisms, only the muscle tissue was used. Carbonates were eliminated with 10% HCl and $\delta^{13}\text{C}$ was determined following the sealed tube combustion method (Boutton *et al.*, 1983). The $\delta^{13}\text{C}$ value of the internal standard (CO_2 gas) is -41.55‰ with respect to the PDB standard (the fossil belemnite *Belemnitella americana* of the PeeDee Formation of Southern Carolina, USA) of the University of Chicago. The standard deviation of each analysis was $\pm 0.1\text{‰}$. All $\delta^{13}\text{C}$ values of submerged vegetation, detritus and sediment referred to in the text were obtained simultaneously by Raz-Guzman and de la Lanza (1991) and are presented in table 3.

RESULTS

Isotopic data for the three months of each locality were not significantly different

boca de 5 m, longitud de 10 m y luz de malla de 13 mm, y una red de plancton de 0.5 m de diámetro, 1.5 m de longitud y 450 μm de luz de malla.

Las muestras se congelaron hasta el momento de su procesamiento y entonces se secaron, molieron y tamizaron a través de una malla de 0.25 mm. En el caso de los organismos mayores, se usó solamente el tejido muscular. Los carbonatos se eliminaron con HCl al 10% y el $\delta^{13}\text{C}$ se determinó de acuerdo con el método de combustión en tubos sellados (Boutton *et al.*, 1983). El valor de $\delta^{13}\text{C}$ del estándar interno (gas CO_2) es de -41.55‰ con respecto al estándar PDB (de la belemnita fósil *Belemnitella americana* de la Formación PeeDee de Carolina del Sur) de la Universidad de Chicago. La desviación estándar de cada análisis fue $\pm 0.1\text{‰}$. Todos los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación acuática, detrito y sedimento que se mencionan en el texto fueron obtenidos simultáneamente por Raz-Guzman y de la Lanza (1991), y se presentan en la tabla 3.

(Kruskal-Wallis, $p > 0.05$; Zar, 1974) so all variables are represented by an average value. The lack of seasonal variation in the isotopic composition of a variety of samples in Laguna de Términos indicates the constancy of $\delta^{13}\text{C}$ as a chemical indicator, as well as of the estuarine system as a whole.

The average $\delta^{13}\text{C}$ values of the animals are presented in table 1 and the distribution of the isotopic intervals in table 2. Values tend to be lighter to the south, southwest and west of the lagoon, as can be observed in tables 1 and 2, and in Fig. 3.

Zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -18.2 to -24.2‰ in Boca del Carmen, Punta Gorda and Boca de Puerto Real to the north of the lagoon. Early juveniles (CTL = 9-15 mm) of *P. setiferus* had $\delta^{13}\text{C}$ values of -8.9‰ in Bajos de San Julián to the northeast, -15.3‰ in Boca de Pargos to the southeast and -22.5‰ in Boca Chica to the west, and late juveniles (CTL > 16 mm) had values of -21.9 to -24.2‰ to the west and northwest of the lagoon. Early juveniles of *P. duorarum* registered a $\delta^{13}\text{C}$ of -9.2 to -14.1‰ to the northeast and of -16.5 to -19.1‰ to the south of the lagoon. Values of $\delta^{13}\text{C}$ for *X. kroyeri* were -16.0‰ in Bahamita to the north of the island, -19.0‰ in Xicalango near Boca del Carmen, and -21.8‰ in Atasta and -22.6‰ in Boca Chica to the west of the lagoon. *C. sapidus* was characterized by values of -6.4 to -9.8‰ to the northeast of the lagoon. The $\delta^{13}\text{C}$ of *D. texanus* varied from -9.8 to -19.5‰ to the northeast and southeast, and was -22.7‰ in Boca de Balchacah to the south. *Palaemonetes* spp. registered $\delta^{13}\text{C}$ values of -13.2 to -15.3‰ to the northeast of the lagoon and of -17.8‰ in Chacahito to the south. Values ranged from -10.0 to -16.2‰ for *Hippolyte* spp., and from -13.1 to -17.2‰ for amphipods to the northeast of the lagoon (Fig. 3, table 1).

DISCUSSION

Zooplankton that enters Laguna de Términos through Boca de Puerto Real represents a contribution of organic carbon of marine origin to the trophic chains of the seagrass beds along the inner margin of Isla del Carmen. Zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ values of

RESULTADOS

Los datos isotópicos de los tres meses de cada localidad no fueron significativamente diferentes (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$; Zar, 1974), por lo que todas las variables se representan por un valor promedio. La falta de variación estacional en la composición isotópica de una variedad de muestras de Laguna de Términos señala la constancia del sistema estuarino y del $\delta^{13}\text{C}$ como indicador químico.

Los valores promedio del $\delta^{13}\text{C}$ de los animales se presentan en la tabla 1 y la distribución de los intervalos isotópicos en la tabla 2. Los valores isotópicos tienden a ser más ligeros al sur, suroeste y oeste de la laguna, como se puede observar en las tablas 1 y 2, y en la Fig. 3.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del zooplankton variaron de -18.2 a -24.2‰ en Boca del Carmen, Punta Gorda y Boca de Puerto Real, al norte de la laguna. Para los juveniles tempranos (LCT = 9 a 15 mm) de *P. setiferus*, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron -8.9‰ en Bajos de San Julián al noreste, -15.3‰ en Boca de Pargos al sureste y -22.5‰ en Boca Chica al oeste y, para los juveniles tardíos (LCT > 16 mm), de -21.9 a -24.2‰ al oeste y noroeste de la laguna. Para los juveniles tempranos de *P. duorarum*, los valores fueron de -9.2 a -14.1‰ al noreste y de -16.5 a -19.1‰ al sur de la laguna. Los valores registrados para *X. kroyeri* fueron -16.0‰ en Bahamita, al norte de Isla del Carmen; -19.0‰ en Xicalango, cerca de Boca del Carmen; -21.8‰ en Atasta; -22.6‰ en Boca Chica, al oeste de la laguna. *C. sapidus* se caracterizó por valores de -6.4 a -9.8‰ al noreste de la laguna. El $\delta^{13}\text{C}$ de *D. texanus* varió de -9.8 a -19.5‰ al noreste y sureste, y fue de -22.7‰ en Boca de Balchacah, al sur. *Palaemonetes* spp. tuvo valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -13.2 a -15.3‰ al noreste de la laguna y -17.8‰ en Chacahito, al sur. Para *Hippolyte* spp., los valores variaron entre -10 y -16.2‰, y para los anfipodos, entre -13.1 y -17.2‰, al noreste de la laguna (Fig. 3, tabla 1).

DISCUSSION

El zooplankton que entra a Laguna de Términos, a través de la Boca de Puerto Real,

Table 1. Average $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of fauna of Laguna de Términos and adjacent areas. The numbers in parentheses correspond to those in Fig. 1.
Tabla 1. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) promedio de la fauna de Laguna de Términos y áreas adyacentes. Los números entre paréntesis corresponden a las localidades de la Fig. 1.

Locality	δ_{zpl}	δ_{Pset}	δ_{PsetJ}	δ_{PduoJ}	δ_{Xkr}	δ_{Csap}	δ_{CsapJ}	δ_{Dtex}	δ_{palem}	δ_{hipol}	δ_{amph}
(1) Isla Pájaros	---	---	---	-9.2	---	-8.0	-6.4	---	---	-10.0	-17.2
(2) Boca de Puerto Real	-24.2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
(3) Bajos de San Julián	---	---	-8.9	---	---	---	---	---	-15.3	---	---
(5) Punta Gorda	-18.2	---	---	-14.1	---	---	---	-15.3	---	-16.2	---
(6) Bahamita	---	---	---	---	-16.0	---	---	---	---	---	---
(7) El Cayo	---	---	---	-10.6	---	-9.3	-9.8	-9.8	-13.2	-12.4	-13.1
(8) Xicalango	-21.7	-21.9	---	---	-19.0	---	---	---	---	---	---
(9) Atasta	---	-24.2	---	---	-21.8	---	---	---	---	---	---
(11) Boca Chica	---	-24.2	-22.5	---	-22.6	---	---	---	---	---	---
(14) Boca de Balchacah	---	---	---	---	---	---	---	-22.7	---	---	---
(16) Chacahíto	---	---	---	-16.5	---	---	---	-16.1	-17.8	---	---
(17) Boca de Pargos	---	---	-15.3	-19.1	---	---	---	-19.5	---	---	---

Symbols: δ_{zpl} = $\delta^{13}\text{C}$ of zooplankton, δ_{Pset} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Penaeus setiferus* (late juveniles), δ_{PsetJ} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Penaeus setiferus* (early juveniles), δ_{PduoJ} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Penaeus duorarum* (juveniles), δ_{Xkr} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Xiphopenaeus kroyeri*, δ_{Csap} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Callinectes sapidus*, δ_{CsapJ} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Callinectes sapidus* (juveniles), δ_{Dtex} = $\delta^{13}\text{C}$ of *Dyspanopeus texanus*, δ_{palem} = $\delta^{13}\text{C}$ of palemonids, δ_{hipol} = $\delta^{13}\text{C}$ of hippolitids, δ_{amph} = $\delta^{13}\text{C}$ of amphipods.

Table 2. Distribution of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of fauna of Laguna de Términos and adjacent areas.
Tabla 2. Distribución de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la fauna de Laguna de Términos y áreas adyacentes.

$\delta^{13}\text{C}$	-30	-25	-20	-15	-10	-5
Zooplankton		██████████				
<i>Penaeus setiferus</i> (late)	██████████					
<i>Penaeus setiferus</i> (early)		—		—		—
<i>Penaeus duorarum</i> (juveniles)			██████████	██████████	██████████	
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>			██████████	██████████		
<i>Callinectes sapidus</i>					██████████	
<i>Callinectes sapidus</i> (juveniles)					██████████	██████████
<i>Dyspanopeus texanus</i>			██████████	██████████	██████████	
Palaemonids				██████████	██████████	
Hippolitids				██████████	██████████	
Amphipods				██████████	██████████	

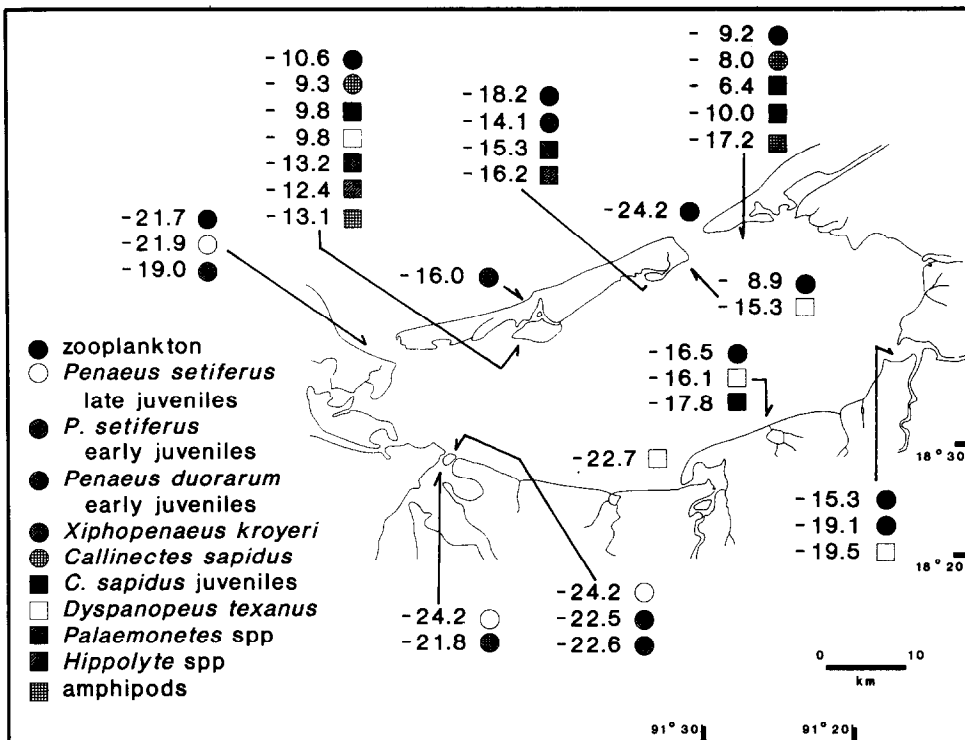


Figure 3. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of zooplankton, *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Callinectes sapidus*, *Dyspanopeus texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. and amphipods of Laguna de Términos.

Figura 3. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de zooplancton, *Penaeus setiferus*, *P. duorarum*, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Callinectes sapidus*, *Dyspanopeus texanus*, *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. y anfípodos, de Laguna de Términos.

-24.2‰ in Boca de Puerto Real and of -21.7‰ in Xicalango (table 1) reflect the isotopic composition of marine plankton ($\bar{x} = -21.0‰$) and are similar to that of -21.9‰ registered by Thayer *et al.* (1983) for plankton in the northern Gulf of Mexico. Fry and Sherr (1984) registered an interval of -19.6 to -26.4‰ for the plankton of several oceanic localities, among which that of the Gulf of Mexico had a value of -20.2‰.

Lagoonal zooplankton also contributes to the reservoir of sedimentary organic carbon. Zooplankton collected in Punta Gorda had a characteristically estuarine $\delta^{13}\text{C}$ of -18.2‰ (Fig. 3), similar to the $\delta^{13}\text{C}$ of the submerged vegetation, sediment (table 3) and fauna of that locality. The $\delta^{13}\text{C}$ of lagoonal zooplankton is close to that of -19.9‰ registered by Fry and Parker (1979) in Laguna Madre, Texas.

The species of economically important penaeid shrimps that temporarily inhabit Laguna de Términos and support the shrimp fishery on the Tabasco and Campeche continental shelves, have been well studied (Sánchez and Soto, 1987). One of the most important is the white shrimp *P. setiferus* (Gracia and Soto, 1986). This species has a well defined migration pattern within the lagoon. Planktonic postlarvae enter through both mouths and settle, as epibenthic postlarvae (CTL = 1-3 mm), inside Boca de Puerto Real on vegetated, non-vegetated, sandy and soft substrates (Sánchez and Soto, personal communication). They later move towards the southwest and into adjacent lagoonal subsystems where they remain for some time as early juveniles (CTL = 9-15 mm). Once larger (CTL > 16 mm), they migrate through Boca del Carmen toward the continental shelf (Gracia and Soto, 1986).

The juveniles that migrate through the lagoon towards Boca del Carmen increase in size, as can be seen in the average values of CTL of 11.5 mm in Boca de Pargos, 14.8 mm in Boca Chica, 17.1 mm in Atasta and 22.5 mm in Xicalango (V. Aguilar, personal communication). The isotopic composition of the juveniles was established throughout this migration, and $\delta^{13}\text{C}$ became more negative and lighter towards the southwest and west of the lagoon, as is indicated by the values of -8.9‰ in Bajos de San Julián, -15.3‰ in

representa una contribución de carbono orgánico de origen marino a las cadenas tróficas de las praderas de pastos marinos, a lo largo del margen interno de la Isla del Carmen. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del zooplankton, -24.2‰ en Boca de Puerto Real y -21.7‰ en Xicalango (tabla 1), reflejan la composición isotópica del plancton marino ($\bar{x} = -21.0‰$) y son similares al -21.9‰ que Thayer *et al.* (1983) registraron para el plancton al norte del Golfo de México. Por su parte, Fry y Sherr (1984) registraron un intervalo de -19.6 a -26.4‰ para el plancton de varias localidades oceánicas, entre las cuales el Golfo de México tuvo un valor de -20.2‰.

El zooplankton lagunar también contribuye al reservorio de carbono orgánico sedimentario. El zooplankton recolectado en Punta Gorda tuvo un $\delta^{13}\text{C}$ característicamente estuarino de -18.2‰ (Fig. 3), similar al $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación acuática, sedimento (tabla 3) y fauna de esta localidad. El $\delta^{13}\text{C}$ del zooplankton lagunar aquí registrado es similar al de -19.9‰ que Fry y Parker (1979) registraron en Laguna Madre, Texas.

Las especies de camarones peneidos de importancia económica que habitan Laguna de Términos temporalmente, y sostienen la pesquería del camarón de la plataforma continental de Tabasco y Campeche, han sido bien estudiadas (Sánchez y Soto, 1987). Una de las más importantes es el camarón blanco *P. setiferus* (Gracia y Soto, 1986). Esta especie tiene un patrón de migración bien definido en la laguna. Las postlarvas planctónicas entran a través de ambas bocas y se establecen, como postlarvas epibénticas (LCT = 1 a 3 mm), dentro de Boca de Puerto Real sobre sustratos con vegetación, sin vegetación, arenosos y suaves (Sánchez y Soto, comunicación personal). Más tarde se dirigen hacia el suroeste y subsistemas lagunares adyacentes, donde permanecen por algún tiempo como juveniles tempranos (LCT = 9 a 15 mm). Una vez que alcanzan tallas mayores (LCT > 16 mm), emigran a través de Boca del Carmen hacia la plataforma continental (Gracia y Soto, 1986).

La talla de los juveniles que emigran a través de la laguna hacia Boca del Carmen aumenta, como se puede ver en los valores promedio de LCT: 11.5 mm en Boca de Pargos, 14.8 mm en Boca Chica, 17.1 mm en Atasta y 22.5 mm en Xicalango (V. Aguilar, comunicación personal). Se determinó la com-

Boca de Pargos, -22.5‰ in Boca Chica and from -21.9 to -24.2‰ between Atasta and Xicalango (Fig. 3). A change in muscle tissue $\delta^{13}\text{C}$ occurred throughout the migration as a consequence of ontogenetic shifts in prey selection determined by the increase in size of the shrimp together with the development of chelae and mouth parts (Stoner and Zimmerman, 1988), as well as of the omnivorous feeding habits that are typical of this species (Gulf of Mexico Fishery Management Council, 1981) and the variety of food items that are available in the lagoon. The same can be seen in the $\delta^{13}\text{C}$ of penaeid shrimps that migrate along the coast (Fry, 1981, 1983). Such changes in animal $\delta^{13}\text{C}$ also determine the trophic position an individual occupies within its community, and this applies to all species.

The $\delta^{13}\text{C}$ value of -8.9‰ of *P. setiferus* early juveniles from Bajos de San

posición isotópica de los juveniles a lo largo de esta migración, y el $\delta^{13}\text{C}$ se tornó más negativo y más ligero hacia el suroeste y oeste de la laguna, como queda indicado por los valores de -8.9‰ en Bajos de San Julián, -15.3‰ en Boca de Pargos, -22.5‰ en Boca Chica y de -21.9 a -24.2‰ entre Atasta y Xicalango (Fig. 3). Los cambios ontogenéticos en cuanto a selección de presas determinados por el incremento en talla de los camarones junto con el desarrollo de las quelas y estructuras bucales (Stoner y Zimmerman, 1988), así como los hábitos alimenticios omnívoros que son típicos de esta especie (Gulf of Mexico Fishery Management Council, 1981) y la variedad de elementos alimenticios que se encuentra disponible en la laguna, dan como resultado un cambio en el $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular a lo largo de la migración. Lo mismo se puede ver en el $\delta^{13}\text{C}$ de los camarones

Table 3. Average $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of submerged vegetation, detritus and sediment of Laguna de Términos and adjacent areas. The numbers in parentheses correspond to those in Fig. 1. (Data taken from Raz-Guzman and de la Lanza, 1991.)

Tabla 3. $\delta^{13}\text{C}$ (‰) promedio de la vegetación acuática, detrito y sedimento de Laguna de Términos y áreas adyacentes. Los números entre paréntesis corresponden a las localidades de la Fig. 1. (Datos tomados de Raz-Guzman y de la Lanza, 1991.)

Locality	δTh	δHal	δreds	δDict	δdetr	δsed
(1) Isla Pájaros	-12.0	-15.2	---	---	---	-16.3
(2) Boca de Puerto Real	-12.4	---	---	---	---	-18.2
(3) Bajos de San Julián	-13.8	-17.0	---	-16.8	-16.9	-16.2
(4) Huariche	---	---	---	---	---	-19.0
(5) Punta Gorda	-14.1	-16.5	---	-18.7	---	-17.0
(6) Bahamita	-11.6	---	-17.2	---	---	-22.0
(7) El Cayo	-13.5	---	---	---	---	-14.6
(8) Xicalango	-12.4	---	---	---	---	-22.7
(9) Atasta	---	-23.6	---	---	-25.7	-24.2
(10) Palizada Vieja	---	---	---	---	---	-24.5
(11) Boca Chica	---	---	-25.2	---	-26.2	-22.9
(12) Laguna de San Francisco	---	---	---	---	-27.7	-24.3
(13) Centro	---	---	-27.1	---	---	-22.9
(14) Boca de Balchacah	---	---	-24.2	---	---	-22.2
(15) Río Chumpán	-13.2	---	---	---	-26.6	-25.4
(16) Chacahíto	-15.9	---	-23.3	---	---	-22.9
(17) Boca de Pargos	---	-26.4	-23.8	---	---	-21.8
(18) Río Candelaria	---	-27.6	---	---	---	-28.2

Symbols: $\delta\text{Th} = \delta^{13}\text{C}$ of *T. testudinum*, $\delta\text{Hal} = \delta^{13}\text{C}$ of *H. wrightii*, $\delta\text{reds} = \delta^{13}\text{C}$ of red algae, $\delta\text{Dict} = \delta^{13}\text{C}$ of *Dictyota* sp., $\delta\text{detr} = \delta^{13}\text{C}$ of detritus, $\delta\text{sed} = \delta^{13}\text{C}$ of sediment.

Julián is different by 4.9‰ from the $\delta^{13}\text{C}$ of the primary producer *T. testudinum* (table 3). If it is considered that the organic carbon that is available for consumers comes from a wide variety of primary producers and smaller consumers, it can be stated that these animals assimilated organic carbon enriched in ^{13}C that was not analysed in this study. Sources of such carbon include epiphytes such as filamentous and coralline red algae, diatom chains and filamentous chlorophytes (Kitting *et al.*, 1984), isopods, amphipods and gastropods of the epifauna, and polychaetes of the infauna to a lesser degree (Fry, 1984).

The $\delta^{13}\text{C}$ of the muscle tissue of the juveniles also reflects the isotopic composition of the organic carbon that was previously ingested, and so indicates the isotopically characterized locality from which the juveniles migrated, in this case towards Boca de Pargos. This is based on the fact that the synthesis of organic compounds gives the muscle tissue of consumers an isotopic "memory" of the $\delta^{13}\text{C}$ of the carbon of their diet (Tieszen *et al.*, 1983). The localities of Bajos de San Julián and Isla Pájaros are proposed due to the similarity between the $\delta^{13}\text{C}$ value of -15.3‰ of the early juveniles of Boca de Pargos and the isotopic composition of the submerged vegetation, detritus and sediment of these two localities (table 3). The juveniles that settle in Boca de Pargos then assimilate the organic carbon of that locality and acquire a new $\delta^{13}\text{C}$ value via isotopic convergence (Fry, 1983), which is then kept for some time as a new isotopic "memory" until the juveniles migrate to a new locality and the process begins again.

In the case of the late juveniles collected to the northwest and west of the lagoon, a $\delta^{13}\text{C}$ of -22.5‰ was registered for those of smaller size whereas the $\delta^{13}\text{C}$ of larger sizes varied from -21.9 to -24.2‰. These values, in contrast to those mentioned above, are similar to those of the submerged vegetation, detritus and sediment of the region (table 3). DeNiro and Epstein's (1978) theory is here recalled. These authors experimentally established that consumers register a $\delta^{13}\text{C}$ heavier by 1‰ than the carbon of their natural diets, and proposed that if a successive metabolic fractionation is maintained throughout the trophic chain, the $\delta^{13}\text{C}$ of the consumers of each trophic level increases by 1‰. Such cumulative enrichment in ^{13}C

peneidos que emigran a lo largo de la costa (Fry, 1981, 1983). Dichos cambios en el $\delta^{13}\text{C}$ de los animales también determinan la posición trófica que un individuo ocupa dentro de su comunidad, y esto se aplica a todas las especies.

El valor de $\delta^{13}\text{C}$ de -8.9‰ de los juveniles tempranos de *P. setiferus* de Bajos de San Julián es diferente, por 4.9‰, del $\delta^{13}\text{C}$ del productor primario *T. testudinum* (tabla 3). Si se considera que el carbono orgánico que se encuentra disponible para los consumidores se origina a partir de una amplia variedad de productores primarios y consumidores más pequeños, se puede establecer que estos animales asimilaron carbono orgánico enriquecido en ^{13}C que no fue analizado en este estudio. Las fuentes de dicho carbono incluyen a las epifitas como las rodofitas calcáreas y filamentosas, las cadenas de diatomeas, las clorofitas filamentosas (Kitting *et al.*, 1984), los isópodos, anfípodos y gasterópodos de la epifauna, y los poliquetos de la infauna, en menor grado (Fry, 1984).

El $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular de los juveniles también refleja la composición isotópica del carbono orgánico que fue ingerido previamente, y de esta manera indica la localidad isotópicamente caracterizada de la que éstos emigraron, en este caso hacia Boca de Pargos. Lo anterior se basa en el hecho de que la síntesis de compuestos orgánicos le da al tejido muscular de los consumidores una "memoria" isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ del carbono de su dieta (Tieszen *et al.*, 1983). Se proponen las localidades de Bajos de San Julián e Isla Pájaros por la similitud entre el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de -15.3‰ de los juveniles tempranos de Boca de Pargos y la composición isotópica de la vegetación acuática, detrito y sedimento de ambas localidades (tabla 3). Los juveniles que se establecen en Boca de Pargos asimilan entonces el carbono orgánico de esa localidad y adquieren un nuevo valor de $\delta^{13}\text{C}$ a través de la convergencia isotópica (Fry, 1983), el cual es mantenido por algún tiempo como una nueva "memoria" isotópica hasta que los juveniles emigran hacia una nueva localidad y el proceso comienza de nuevo.

En el caso de los juveniles tardíos recolectados al noroeste y oeste de la laguna, se registraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -22.5‰ para los menores y de -21.9 a -24.2‰ para los mayores. Estos valores, en contraste con los mencionados anteriormente, son similares a

results in a $\delta^{13}\text{C}$ heavier by 4 to 6‰ for top consumers compared with primary producers (Fry, 1981).

The isotopic differences calculated for Bajos de San Julián and Boca de Pargos between submerged vegetation, detritus and sediment (table 3) and early juveniles of each locality were 6.5 and 8.8‰, respectively. In contrast, the isotopic differences calculated for Boca Chica between submerged vegetation, detritus and sediment (table 3) and late juveniles were 0.3‰ for the smaller sizes and 2.0‰ for the larger ones. Considering that late juveniles and adults of *P. setiferus* are usually medium to top consumers, the difference between the greater isotopic differences of the first two localities and the lesser differences of the last one, could be explained by taking into account the complexity of the trophic chains of these two areas.

The trophic chains of Bajos de San Julián and Boca de Pargos are more complex and have a higher diversity of fauna due to the presence of *T. testudinum* and *H. wrightii* beds in the first locality, and of *H. wrightii* and red algae beds in the second. This is because submerged vegetation favours the establishment of large communities as it provides refuge and food for a variety of species (Virnstein, 1987). This structural complexity results in the marked isotopic difference between the $\delta^{13}\text{C}$ of *P. setiferus* and that of sedimentary organic matter and primary producers. The trophic chains of the localities with scarcely vegetated substrates to the west of the lagoon depend mainly on detritus and the polychaetes, crustaceans and mollusks of the infauna, and have a simpler community structure that results in the smaller isotopic difference between *P. setiferus* $\delta^{13}\text{C}$ and that of its dietary organic carbon.

Another important species in Laguna de Términos is the pink shrimp, *P. duorarum*. Its migration pattern is generally restricted to the northeast of the lagoon: planktonic postlarvae (CTL = 1-2 mm) enter mainly through Boca de Puerto Real and, once they reach epibenthic postlarval sizes (CTL = 2-3 mm), settle on vegetated, sandy and soft substrates (Sánchez and Soto, personal communication), similarly to *P. setiferus*. Organisms greater than a CTL of 9 mm move along the inner margin of Isla del Carmen and southern littoral of the lagoon, after which they attain juvenile sizes of 16 mm (Sánchez and Soto, personal communication). They mainly settle

aquéllos de la vegetación acuática, detrito y sedimento de la zona (tabla 3). La teoría de DeNiro y Epstein (1978) se recuerda aquí. Estos autores establecieron experimentalmente que los consumidores registran un $\delta^{13}\text{C}$ más pesado por 1‰ que el carbono de sus dietas naturales, y propusieron que si se mantiene un fraccionamiento metabólico sucesivo a lo largo de la cadena trófica, el $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores de cada nivel trófico aumenta en 1‰. Dicho enriquecimiento acumulativo de ^{13}C da como resultado un $\delta^{13}\text{C}$ más pesado, por 4 a 6‰, para los consumidores tope, en comparación con los productores primarios (Fry, 1981).

Las diferencias isotópicas calculadas para Bajos de San Julián y Boca de Pargos entre la vegetación acuática, detrito y sedimento (tabla 3) y los juveniles tempranos de cada localidad fueron de 6.5 y 8.8‰, respectivamente. En contraste, las diferencias isotópicas calculadas para Boca Chica entre la vegetación acuática, detrito y sedimento (tabla 3) y los juveniles tardíos fueron de 0.3 para las tallas menores y de 2‰ para las mayores. Considerando que los juveniles tardíos y los adultos de *P. setiferus* usualmente son consumidores de nivel medio a alto, la discrepancia entre las diferencias isotópicas mayores de las primeras dos localidades y las diferencias menores de la última se explica tomando en consideración la complejidad de las cadenas tróficas de estas dos áreas.

Las cadenas tróficas de Bajos de San Julián y Boca de Pargos son más complejas y tienen mayor variedad de especies faunísticas, dada la presencia de praderas de *T. testudinum* y *H. wrightii* en la primera localidad y de *H. wrightii* y rodofitas en la segunda. Esto se debe a que la vegetación acuática favorece el establecimiento de comunidades grandes al proveer refugio y alimento para una variedad de especies (Virnstein, 1987). Dicha complejidad estructural causa la marcada diferencia isotópica que se registró en estas dos localidades entre el $\delta^{13}\text{C}$ de *P. setiferus* y el de la materia orgánica sedimentaria y los productores primarios. Por otra parte, las cadenas tróficas de las localidades con sustratos con escasa vegetación al oeste de la laguna dependen principalmente del detrito y de los poliquetos, crustáceos y moluscos de la infauna, y tienen una estructura comunitaria más sencilla que produce la diferencia isotópica menor que se registró entre el $\delta^{13}\text{C}$ de *P. setiferus* y el del carbono orgánico de su dieta.

in the area between Boca de Puerto Real and Boca de Pargos to the north-northeast, and to a lesser degree to the southeast of the lagoon. After an average of 70 days, juveniles migrate through Boca de Puerto Real to the continental shelf (Gracia and Soto, 1986).

The $\delta^{13}\text{C}$ of -9.20‰ of *P. duorarum* early juveniles of Isla Pájaros (Fig. 3) is different by 4.90‰ from that of *T. testudinum* and *H. wrightii* (table 3). The isotopic difference between this consumer and these primary producers is the same as that between *P. setiferus* and primary producers in Bajos de San Julián. As these two localities are near and the early juveniles of both species have a similar dietary range, they can be considered to consume the same dietary elements, which in this case include organic carbon enriched in ^{13}C such as epiphytes (Kitting *et al.*, 1984), epifauna and infauna (Fry, 1984).

On the other hand, $\delta^{13}\text{C}$ values of *P. duorarum* early juveniles of El Cayo, Punta Gorda, Isla Pájaros, Chacahito and Boca de Pargos (table 1, Fig. 3) are different by 2.3 to 5.00‰ from those of the submerged vegetation, detritus and sediment of these localities (table 3). This isotopic difference between consumers and sources of organic carbon reflects a degree of complexity in the trophic structure, again recalling DeNiro and Epstein's (1978) theory, and establishes *P. duorarum* juveniles in a medium to high trophic level in the communities of the seagrass and algae beds common in these areas. With respect to this, this species has been found to consume decapods, polychaetes, amphipods, isopods, tanaidaceans, nemerteans and sipunculids (Nelson, 1981).

Lastly, the spatial distribution of $\delta^{13}\text{C}$ values for juveniles presents a case in which the $\delta^{13}\text{C}$ of consumers is related to that of epiphytes. These form part of the diet of juvenile shrimp in the trophic chains of seagrass beds (Fry, 1984; Kitting *et al.*, 1984). The isotopic ratio of epiphytes, in contrast to that of seagrasses and particulate organic carbon, varies from one locality to another with respect to the species composition of the epiphytes and/or to hydrodynamic processes of CO_2 diffusion (Fry, 1984). This results in epifauna of different localities, and consequently top consumers, having $\delta^{13}\text{C}$ values that are related specifically to the sampling locality.

Otra especie importante en Laguna de Términos es el camarón rosado *P. duorarum*. Su patrón de migración se restringe por lo general al noreste de la laguna: las postlarvas planctónicas (LCT = 1 a 2 mm) entran principalmente a través de Boca de Puerto Real y, una vez que alcanzan tallas de postlarvas epibénticas (LCT = 2 a 3 mm), se establecen sobre sustratos con vegetación, arenosos y suaves (Sánchez y Soto, comunicación personal), de manera similar a *P. setiferus*. Los organismos mayores, con una LCT de 9 mm, emigran a lo largo del margen interno de Isla del Carmen y del litoral sureño de la laguna, y alcanzan tallas de juveniles de 16 mm (Sánchez y Soto, comunicación personal). Estos se establecen principalmente en la zona entre Boca de Puerto Real y Boca de Pargos al norte-noreste y, en menor grado, al sureste de la laguna. Los juveniles emigran a través de Boca de Puerto Real hacia la plataforma continental después de 70 días, en promedio (Gracia y Soto, 1986).

El $\delta^{13}\text{C}$ de -9.20‰ de los juveniles tempranos de *P. duorarum* de Isla Pájaros (Fig. 3) difiere, por 4.90‰ , del de *T. testudinum* y *H. wrightii* (tabla 3). La diferencia isotópica entre este consumidor y estos productores primarios es igual a la registrada entre *P. setiferus* y los productores primarios en Bajos de San Julián. Dado que estas dos localidades son cercanas y que los juveniles tempranos de ambas especies tienen un espectro alimenticio similar, se puede considerar que consumen los mismos elementos alimenticios, que en este caso incluyen carbono orgánico enriquecido en ^{13}C como las epifitas (Kitting *et al.*, 1984), la epifauna y la infauna (Fry, 1984).

Por otra parte, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los juveniles tempranos de *P. duorarum* de El Cayo, Punta Gorda, Isla Pájaros, Chacahito y Boca de Pargos (tabla 1, Fig. 3) difieren de 2.3 a 5.0‰ de los de la vegetación acuática, detrito y sedimento de estas localidades (tabla 3). Esta diferencia isotópica entre consumidores y fuentes de carbono orgánico refleja un grado de complejidad en la estructura trófica, que hace recordar una vez más la teoría de DeNiro y Epstein (1978), y sitúa a los juveniles de *P. duorarum* en un nivel trófico entre mediano y alto en las comunidades de las praderas de pastos marinos y algas que son comunes en estas áreas. Con respecto a esto, se ha registrado que esta especie consume

The xanthid *D. texanus* is one of the most abundant brachyuran crabs in Laguna de Términos and is distributed widely throughout the system (Raz-Guzman *et al.*, 1986). The $\delta^{13}\text{C}$ values of the *D. texanus* and *P. duorarum* juveniles that were collected together are significantly correlated ($r = 0.917$; $P = 0.01$). The difference of 0.4 to 1.2‰ between the isotopic composition of these two species (table 1) indicates that *D. texanus* feeds on an isotopically similar diet as the juveniles of *P. duorarum*, since a maximum difference of 1.7‰ indicates a similarity of diet for different species of consumers collected in the same area (Fry and Parker, 1979). The lighter $\delta^{13}\text{C}$ of -22.7‰ of *D. texanus* from Boca de Balchacah (Fig. 3) is similar to that of the sediment and red algae (table 3). The effect of the submerged vegetation of each locality on the isotopic composition of consumers is clear considering the process of isotopic convergence. Additionally, the isotopic similarity between the consumer and its habitat indicates that the trophic structure in the locality is simple, and this is related to the absence of seagrass beds as has been previously mentioned.

The seabob, *X. kroyeri*, is distributed along the coast of the Campeche Sound on sandy and silty substrates, down to an average depth of 18 m (Juneau, 1977; Sánchez and Soto, 1978), and occasionally penetrates into estuarine systems. Juveniles (CTL = 16 mm) of this species are found in Laguna de Términos, along the western and southwestern margins, sharing the habitat with *P. setiferus*. The $\delta^{13}\text{C}$ of *X. kroyeri* varies from -16.0‰ in Bahamita and -19.0‰ in Xicalango, to -21.8‰ in Atasta and -22.6‰ in Boca Chica (Fig. 3). The difference between the $\delta^{13}\text{C}$ of *X. kroyeri* from one locality to another indicates a discrepancy in the isotopic composition of the dietary organic carbon that is available in different localities, whereas the similarity between the $\delta^{13}\text{C}$ of *X. kroyeri* and that of the submerged vegetation, detritus and sediment of each locality reflects the isotopic convergence of the shrimp toward the $\delta^{13}\text{C}$ of the organic carbon available in each locality. On the other hand, the $\delta^{13}\text{C}$ of *X. kroyeri* is heavier by 2.3‰ in Atasta and Boca Chica than that of *H. wrightii*, red algae, detritus and sediment (table 3), which indicates that this species can be placed two to three trophic levels above primary producers in the trophic

decápodos, poliquetos, anfípodos, isópodos, tanaidáceos, nemertinos y sipuncúlidos (Nelson, 1981).

Por último, la distribución espacial de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los juveniles representa el caso en el que el $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores se relaciona con el de las epifitas. Estas forman parte de la dieta de los camarones juveniles de las cadenas tróficas de las praderas de pastos marinos (Fry, 1984; Kitting *et al.*, 1984). La proporción isotópica de las epifitas, en contraste con la de los pastos marinos y carbono orgánico particulado, varía de una localidad a otra en función de su composición específica y/o de procesos hidrodinámicos de difusión de CO_2 (Fry, 1984). Esto da como resultado que la epifauna de diferentes localidades, y en consecuencia los consumidores tope, tengan valores de $\delta^{13}\text{C}$ que se relacionan específicamente con la localidad de muestreo.

El xantido *D. texanus* es uno de los cangrejos braquiuros más abundantes en Laguna de Términos y se distribuye ampliamente en el sistema (Raz-Guzman *et al.*, 1986). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los *D. texanus* y juveniles de *P. duorarum*, que se recolectaron juntos, se correlacionan significativamente ($r = 0.917$; $P = 0.01$). La diferencia entre la composición isotópica de estas dos especies, de 0.4 a 1.2‰ (tabla 1) indica que *D. texanus* se alimenta de una dieta isotópicamente similar a la de los juveniles de *P. duorarum*, ya que una diferencia máxima de 1.7‰ señala similitud de dieta para diferentes especies de consumidores recolectados en la misma área (Fry y Parker, 1979). El $\delta^{13}\text{C}$ más ligero de -22.7‰ del *D. texanus* de Boca de Balchacah (Fig. 3) es similar al del sedimento y rodofitas (tabla 3). El efecto de la vegetación acuática de cada localidad sobre la composición isotópica de los consumidores es claro, considerando el proceso de convergencia isotópica. Adicionalmente, la similitud isotópica entre el consumidor y su hábitat indica que la estructura trófica de la localidad es simple, y esto se relaciona con la ausencia de praderas de pastos marinos, como se mencionó previamente.

El camarón siete barbas *X. kroyeri* se distribuye a lo largo de la costa de la Sonda de Campeche sobre sustratos arenosos y limosos hasta una profundidad promedio de 18 m (Juneau, 1977; Sánchez y Soto, 1987) y ocasionalmente penetra dentro de los sistemas estuarinos. Los juveniles (LCT = 16 mm) de

structure of these localities, in accordance to the theory of DeNiro and Epstein (1978).

The blue crab, *C. sapidus*, is the most abundant portunid in Laguna de Términos and is distributed along the inner margins of the lagoon (Raz-Guzman *et al.*, 1986). The $\delta^{13}\text{C}$ of *C. sapidus* of -9.5‰ in El Cayo and -7.2‰ in Isla Pájaros (Fig. 3) is less negative than those registered by Fry and Parker (1979) of -9.8 to -13.0‰ in Laguna Madre, Texas, by Hackney and Haines (1980) of -19.3 to -22.0‰ in a Mississippi River marsh, and by Fry *et al.* (1982) of -10.4‰ in Nicaragua. These authors estimated a direct relationship between the $\delta^{13}\text{C}$ of the crab and that of the submerged vegetation, and stressed the importance of this vegetation as a source of dietary organic carbon for benthic consumers. However, if DeNiro and Epstein's (1978) theory is recalled and if it is taken into account that the $\delta^{13}\text{C}$ values of the vegetation and sediment of El Cayo and Isla Pájaros (table 3) are 4.5 and 6.9‰ more negative, respectively, than the $\delta^{13}\text{C}$ values of *C. sapidus* of -9.5 and -7.2‰ , respectively, it can be established that these crabs are top consumers in these two localities. With respect to this, *C. sapidus* has been defined as a predator of gastropods, tanaidaceans, polychaetes, amphipods (Nelson, 1981), gastropods, bivalves and fish (Lee West and Houston Williams, 1986). Additionally, Laughlin (1982) established specimens with a width greater than 60 mm as top consumers with omnivorous feeding habits and cannibalism, in the trophic chains of Apalachicola Estuary, Florida.

Palaemonetes spp., *Hippolyte* spp. and amphipods of the epifauna play an important role as trophic links in seagrass beds as they are 13 times more abundant in these environments than on non-vegetated substrates (Fry, 1984). Fry (1984) registered $\delta^{13}\text{C}$ values of -17.5‰ , -19.5‰ and -19.6‰ , respectively, in Indian River Lagoon, Florida, which are lighter than those obtained in Laguna de Términos of -15.4‰ , -12.9‰ and -15.1‰ , respectively (Fig. 3). As the isotopic composition of consumers is a reflection of that of the environment and available food items, the $\delta^{13}\text{C}$ of palaemonids, hippolitids and amphipods may reflect, among other things, the isotopic composition of the epiphytes that they prey on, as Zimmerman *et*

esta especie se encuentran en Laguna de Términos a lo largo de los márgenes occidental y suroccidental compartiendo el hábitat con *P. setiferus*. El $\delta^{13}\text{C}$ de *X. kroyeri* varía de -16‰ en Bahamita y -19‰ en Xicalango, a -21.8‰ en Atasta y -22.6‰ en Boca Chica (Fig. 3). La diferencia en el $\delta^{13}\text{C}$ de *X. kroyeri* de una localidad a otra indica una discrepancia en la composición isotópica del carbono orgánico alimentario que se encuentra disponible en las diferentes localidades, mientras que la similitud entre el $\delta^{13}\text{C}$ de *X. kroyeri* y el de la vegetación acuática, detrito y sedimento de cada localidad refleja la convergencia isotópica de los camarones hacia el $\delta^{13}\text{C}$ del carbono orgánico disponible en cada lugar. Por otra parte, el $\delta^{13}\text{C}$ de *X. kroyeri* es más pesado por 2.3‰ que el de *H. wrightii*, las rodofitas, el detrito y el sedimento (tabla 3) en Atasta y Boca Chica, lo cual indica que esta especie se puede colocar dos o tres niveles tróficos por encima de los productores primarios en la estructura trófica de estas localidades, de acuerdo con la teoría de DeNiro y Epstein (1978).

El cangrejo azul *C. sapidus* es el portunido más abundante en Laguna de Términos y se distribuye a lo largo de los márgenes internos de la laguna (Raz-Guzman *et al.* 1986). Los $\delta^{13}\text{C}$ de *C. sapidus*, de -9.5‰ en El Cayo y -7.2‰ en Isla Pájaros (Fig. 3), son menos negativos que aquellos registrados por Fry y Parker (1979), de -9.8 a -13‰ , en Laguna Madre, Texas; Hackney y Haines (1980), de -19.3 a -22‰ en una marisma del Río Mississippi; y Fry *et al.* (1982), de -10.4‰ en Nicaragua. Estos autores estimaron una relación directa entre el $\delta^{13}\text{C}$ del cangrejo y el de la vegetación acuática, y enfatizaron la importancia de esta vegetación como fuente de carbono orgánico alimentario para los consumidores bentónicos. Sin embargo, si se recuerda la teoría de DeNiro y Epstein (1978) y se considera que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación y sedimento de El Cayo e Isla Pájaros (tabla 3) son más negativos, por 4.5 y 6.9‰ respectivamente, que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *C. sapidus*, de -9.5 y -7.2‰ respectivamente, se puede establecer que estos cangrejos son consumidores tope en ambas localidades. Con respecto a esto, *C. sapidus* ha sido definido como un depredador de gasterópodos, tanaidáceos, poliquetos, anfípodos (Nelson, 1981), gasterópodos, bivalvos

al. (1979), Fry (1984) and Kitting *et al.* (1984) have pointed out.

Laguna de Términos is characterized by both a salinity gradient and an isotopic gradient that run from the southwest to the northeast. The first is defined by the input of fresh water and seawater into the lagoon and the second by the isotopic composition of dissolved inorganic carbon which is $\pm 0\text{‰}$ in seawater and -5 to -10‰ in fresh water (Raz-Guzman and de la Lanza, 1991). The dissolved inorganic carbon is absorbed by plants and these acquire the same isotopic composition, which is then passed on to herbivorous consumers, carnivorous consumers, and so on throughout the trophic chain. In this way, there is an apparent relationship between salinity on the one hand, and submerged vegetation, sedimentary organic matter and animals on the other (Fig. 4), and it is expressed through lighter $\delta^{13}\text{C}$ values in localities with low salinities and heavier ones in those with high salinities. In the case of consumers, this apparent relationship is in fact a function of feeding ecology.

The distribution of the $\delta^{13}\text{C}$ values of the fauna conforms somewhat to a simple terrestrial-marine mixing model. The $\delta^{13}\text{C}$ values become progressively heavier away from the mainland and towards the sea, with the exception of that of -24.2‰ of zooplankton in Boca de Puerto Real.

CONCLUSIONS

The isotopic composition of the animals that were analysed defined two isotopically different areas: one to the northeast with heavier $\delta^{13}\text{C}$ values of -6.4 to -17.2‰ , and another to the west, southwest and south with lighter values of -15.3 to -24.2‰ .

The isotopic composition of *P. setiferus* is related to its migration pattern within the lagoon. There is a relationship between $\delta^{13}\text{C}$, size of juveniles and sampling locality, where $\delta^{13}\text{C}$ and CTL are -15.3‰ and 11.5 mm in Boca de Pargos, -22.5‰ and 14.8 mm in Boca Chica, and -24.2‰ and 17.1 mm in Atasta.

The isotopic difference between top consumers on the one hand, and dietary organic carbon and primary producers on the other, indicates that: 1) some animals consume organic carbon enriched in ^{13}C which

and pcces (Lee West y Houston Williams, 1986). Adicionalmente, Laughlin (1982) definió a los especimenes más anchos de 60 mm como consumidores tope de hábitos alimenticios omnívoros y caníbales, en las cadenas tróficas del estuario de Apalachicola, Florida.

Palaemonetes spp., *Hippolyte* spp. y los anfipodos de la epifauna juegan un papel importante como enlaces tróficos en las praderas de pastos marinos, pues son trece veces más abundantes en estos ambientes que sobre sustratos sin vegetación (Fry, 1984). Fry (1984) ha registrado valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -17.5 , -19.5 y -19.6‰ , respectivamente en Indian River Lagoon, Florida, los cuales son más ligeros que los obtenidos en Laguna de Términos de -15.4 , -12.9 y -15.1‰ , respectivamente (Fig. 3). Dado que la composición isotópica de los consumidores refleja la del ambiente y los elementos alimenticios disponibles, el $\delta^{13}\text{C}$ de los paleomonidos, hipolitidos y anfipodos puede reflejar, entre otras cosas, la composición isotópica de las epifitas de las que se alimentan, como Zimmerman *et al.* (1979), Fry (1984) y Kitting *et al.* (1984) han indicado.

La Laguna de Términos se caracteriza por un gradiente de salinidad y un gradiente isotópico que van del suroeste al noreste. El primero se establece por los aportes de agua dulce y agua marina a la laguna y el segundo por la composición isotópica del carbono inorgánico disuelto que es de aproximadamente $\pm 0\text{‰}$ en agua de mar y de -5 a -10‰ en agua dulce (Raz-Guzman y de la Lanza, 1991). El carbono inorgánico disuelto es absorbido por las plantas y éstas adquieren la misma composición isotópica, que es entonces pasada a los consumidores herbívoros, consumidores carnívoros, y así sucesivamente a lo largo de la cadena trófica. De esta manera, existe una relación aparente entre la salinidad, por una parte, y la vegetación acuática, materia orgánica sedimentaria y animales, por otra (Fig. 4), que se expresa a través de valores de $\delta^{13}\text{C}$ más ligeros en las localidades con salinidad baja y valores más pesados en las de salinidad alta. En el caso de los consumidores, esta relación aparente es de hecho una función de la ecología de la alimentación.

La distribución de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la fauna se ajusta a un modelo de mezcla terrestre-marina simple. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$

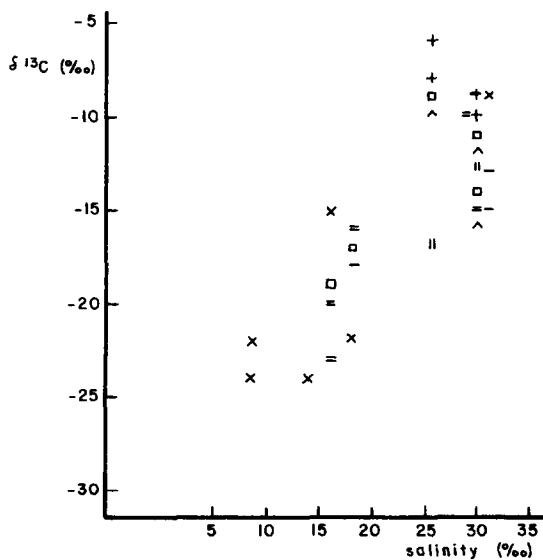


Figure 4. Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of *Penaeus setiferus* (x), *P. duorarum* (o), *Callinectes sapidus* (+), *Dyspanopeus texanus* (=), *Palaemonetes* spp. (-), *Hippolyte* spp. (^) and amphipods ("), and salinity (‰) throughout Laguna de Términos, Campeche.

Figura 4. Relación de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de *Penaeus setiferus* (x), *P. duorarum* (o), *Callinectes sapidus* (+), *Dyspanopeus texanus* (=), *Palaemonetes* spp. (-), *Hippolyte* spp. (^) y anfipodos ("), con salinidad (‰) en Laguna de Términos, Campeche.

was not defined in this study, 2) animals have an isotopic "memory" of the organic carbon that was previously ingested in an isotopically different locality from that where the specimens were collected, and 3) trophic chains of localities with a marked isotopic difference are structurally complex due to the presence of submerged vegetation, in contrast to trophic chains of localities with a small isotopic difference which are structurally simple and based mainly on detritus.

The isotopic composition of *P. duorarum* juveniles and *D. texanus* does not reflect that of vegetation and sediment, indicating that these species consume organic matter not defined here, such as epiphytes. The isotopic difference between the $\delta^{13}\text{C}$ of *P. duorarum*, *D. texanus*, *X. kroyeri* and *C. sapidus*, and that of submerged vegetation, detritus and sediment indicates that these species are medium to top consumers throughout the lagoon.

se vuelven progresivamente más pesados hacia el mar, exceptuando el de -24.2‰ del zooplankton de Boca de Puerto Real.

CONCLUSIONES

La composición isotópica de los animales analizados definió dos áreas isotópicamente diferentes. Una al noreste con valores de $\delta^{13}\text{C}$ más pesados, de -6.4 a -17.2‰ , y otra al oeste, suroeste y sur con valores más ligeros, de -15.3 a -24.2‰ .

La composición isotópica de *P. setiferus* se relaciona con su patrón de migración dentro de la laguna, y existe una relación entre el $\delta^{13}\text{C}$, la talla de los juveniles y la localidad de muestreo, en la que el $\delta^{13}\text{C}$ y la LCT son de -15.3‰ y 11.5 mm en Boca de Pargos, -22.5‰ y 14.8 mm en Boca Chica, y -24.2‰ y 17.1 mm en Atasta.

La diferencia isotópica entre los consumidores tope, por una parte, y el carbono

Considering the omnivorous feeding habits of the *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. and amphipods that were collected to the north, northeast and south of the lagoon, these animals are important components of the communities of the seagrass beds they inhabit as they constitute a trophic link between epiphytes, microfauna, meiofauna, infauna and predators.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by a grant (registration number 51915) from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Thanks are extended to the Institute of Physics, UNAM, for the isotopic analyses, to Alberto J. Sánchez for his suggestions throughout the project, to Gerardo Barrientos for the figures, and especially to Brian Fry for his revision of the draft.

REFERENCES

- Botello, A.V. and Macko, S. (1982). Oil pollution and the carbon isotope ratio in organisms and recent sediments of coastal lagoons in the Gulf of Mexico. *Oceanologica Acta* No. SP: 55-62.
- Botello, A.V., Mandelli, E.F., Macko, S. and Parker, P.L. (1980). Organic carbon isotope ratios of recent sediments from coastal lagoons of the Gulf of Mexico, Mexico. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 44: 557-559.
- Boutton, T.W., Wong, W.W., Hachey, D.L., Lee, L.S., Cabrera, M.P. and Klein, P.D. (1983). Comparison of quartz and pyrex tubes for combustion of organic samples for stable carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*, 55: 1832-1833.
- Cruz-Orozco, R. (1980). Estudio del sistema fluvio-lagunar deltáico de la región de Campeche, Tabasco, en particular de la Laguna de Términos y áreas adyacentes, para su mejor uso y aprovechamiento. Tercer reporte presentado al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, 61 pp.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
- Fry, B. (1981). Natural stable carbon isotope tag traces Texas shrimp migrations. *Fishery Bulletin*, 79(2): 337-345.
- orgánico alimenticio y los productores primarios, por otra, indica que: 1) algunos animales consumen carbono orgánico enriquecido en ^{13}C que no fue definido en este estudio, 2) los animales tienen una "memoria" isotópica del carbono orgánico que fue ingerido previamente en una localidad isotópicamente diferente de aquella donde fueron recolectados y 3) las cadenas tróficas de las localidades con una diferencia isotópica marcada son estructuralmente complejas dada la presencia de vegetación acuática, en contraste con las cadenas tróficas de las localidades con una diferencia isotópica pequeña que son estructuralmente simples y se basan principalmente en el detrito.
- La composición isotópica de los juveniles de *P. duorarum* y *D. texanus* no refleja la de la vegetación y sedimento, lo que indica que estas especies consumen materia orgánica no definida aquí, como las epifitas. La diferencia isotópica entre el $\delta^{13}\text{C}$ de *P. duorarum*, *D. texanus*, *X. kroyeri* y *C. sapidus*, y el de la vegetación acuática, detrito y sedimento indica que estas especies son consumidores de nivel medio a alto a través de la laguna.
- Considerando los hábitos alimenticios omnívoros de *Palaemonetes* spp., *Hippolyte* spp. y los anfípodos que fueron recolectados al norte, noreste y sur de la laguna, éstos son componentes importantes de las comunidades de las praderas de pastos marinos en donde habitan, ya que constituyen un enlace trófico entre epifitas, microfauna, meiofauna, infauna y depredadores.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación recibió apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (clave 51915). Se agradece al Instituto de Física, de la UNAM, los análisis isotópicos; a Alberto J. Sánchez, sus sugerencias a lo largo del proyecto; a Gerardo Barrientos, la elaboración de las figuras; y especialmente a Brian Fry, su revisión del manuscrito.

Traducido al español por los autores.

- Fry, B. (1983). Fish and shrimp migrations in the northern Gulf of Mexico analysed using stable C, N, and S isotope ratios. *Fishery Bulletin*, 81(4): 789-801.
- Fry, B. (1984). $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida

- Syringodium filiforme* seagrass meadows. **Marine Biology**, 79: 11-19.
- Fry, B. and Parker, P.L. (1979). Animal diet in Texas seagrass meadows: $\delta^{13}\text{C}$ evidence for the importance of benthic plants. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 8: 499-509.
- Fry, B. and Sherr, E.B. (1984). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. **Contributions in Marine Science**, 27: 13-47.
- Fry, B., Scalan, R.S. and Parker, P.L. (1977). Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 41: 1875-1877.
- Fry, B., Lutes, R., Northam, M. and Parker, P.L. (1982). A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs. **Aquatic Biology**, 14: 389-398.
- Gracia, A. and Soto, L.A. (1986). Condiciones de reclutamiento de las poblaciones de camarones peneidos en un sistema lagunar-marino tropical: Laguna de Términos-Banco de Campeche. In: A. Yáñez-Arancibia and D. Pauly (eds.), IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities. **IOC Workshop Report No. 44**, pp. 235-242.
- Gulf of Mexico Fishery Management Council (1981). Fishery Management Plan for the Shrimp Fishery of the Gulf of Mexico, United States Waters, Tampa, Florida, pp. 10-18.
- Hackney, C.T. and Haines, E.B. (1980). Stable carbon isotope composition of fauna and organic matter collected in a Mississippi estuary. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 10: 703-708.
- Haines, E.B. (1976). Stable carbon isotope ratios in the biota, soils and tidal water of a Georgia salt marsh. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 4: 609-616.
- Haines, E.B. and Montague, C.L. (1979). Food sources of estuarine invertebrates analysed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. **Ecology**, 60(1): 48-56.
- Juneau, C.L. (1977). A study of the seabob *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) in Louisiana. Louisiana Department of Wildlife and Fisheries, **Technical Bulletin**, (24): 1-24.
- Kitting, C.L., Fry, B. and Morgan, M.D. (1984). Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. **Oecologia (Berl.)**, 62: 145-149.
- Laughlin, R.A. (1982). Feeding habits of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the Apalachicola Estuary, Florida. **Bulletin of Marine Science**, 32(4): 807-822.
- Lee West, D. and Houston Williams, A. (1986). Predation by *Callinectes sapidus* (Rathbun) within *Spartina alterniflora* (Loisel) marshes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 100: 75-95.
- Nelson, W.G. (1981). Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. **Marine Ecology Progress Series**, 5: 141-149.
- Raz-Guzman, A., Sánchez, A.J., Soto, L.A. y Alvarez, F. (1986). Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura, Anomura). **Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología**, 57(2): 343-383.
- Raz-Guzman, A. and de la Lanza, G. (1991). Evaluation of photosynthetic pathways of vegetation and of sources of sedimentary organic matter through $\delta^{13}\text{C}$ in Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. **Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica**, 62(1): 39-63.
- Raz-Guzman, A., de la Lanza, G. y Soto, L.A. (1992). Caracterización ambiental y $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento, detrito y vegetación del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. **Revista de Biología Tropical**, 40(2): 215-225.
- Raz-Guzman, A., de la Lanza, G. y Soto, L.A. (1993). Caracterización isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) de la carcinofauna del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. **Revista de Biología Tropical**, 41(1): 73-80.
- Renfro, W.C. (1962). Small beam net for sampling postlarval shrimp. In: Galveston Biological Lab., June 30, 1962. **US Fish. Wildl. Serv. Circ.**, 161: 86-87.

- Sánchez, A.J. y Soto, L.A. (1987). Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. **Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM**, 14(2): 157-179.
- Stoner, A.W. and Zimmerman, R.J. (1988). Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove fringed estuary. **Fishery Bulletin**, 86(3): 543-551.
- Thayer, G.W., Govoni, J.J. and Connally, D.W. (1983). Stable carbon isotope ratios of the planktonic food web in the northern Gulf of Mexico. **Bulletin of Marine Science**, 33(2): 247-256.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G. and Slade, N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. **Oecologia (Berl.)**, 57: 32-37.
- Virnstein, R.W. (1987). Seagrass-associated invertebrate communities of the southeastern U.S.A.: a review. In: M.J. Durako, R.C. Phillips and R.R. Lewis (eds.), **Proceedings of the Symposium on Subtropical-tropical Seagrasses of the Southeastern United States**. Fla. Mar. Res. Publ. No. 42. Fla. Dept. Nat. Resour. Bur. Mar. Res. St. Petersburg, Florida, pp. 89-116.
- Zar, J.H. (1974). **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 620 pp.
- Zimmerman, R., Gibson, R. and Harrington, J. (1979). Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. **Marine Biology**, 54: 41-47.